中華農業研究（Jour. Agric. Res. China）40(3)：255～261（1991）

基因型與環境交感效應之迴歸分析共點性在不同生長時間下之動態研究[1]

呂　秀　英[2]

摘要：直線迴歸模式能有效地估計數量性狀對環境的適應能力。然而，利用交感效應隨環境指標所求得的〝穩定性〞，係一種相對性的概念，隨參試材料與環境因子的種類、數目之不同，其估值也改變，因此，直線迴歸模式實爲一種描述性的穩定性模式，而無法用之於預測工作，同時也造成表型平均值與穩定性係數之間往往存在正相關關係。此種相關的情況，即所有迴歸線通過一共點。在符合直線迴歸模式且基因型與環境效應均爲逢機型之前提下，由逢機樣本估得之共點乃提供了一預測上極有用的指標。另一方面，植物性狀的穩定性常因生長及發育的不同而異，故所估得之共點介量也會隨生長時間而有變化。因此針對此問題，本研究將以實驗植物 *Arabidopsis thaliana* 爲材料，建立共點介量與生長時間的特定關係，以探明共點性隨著生長發育之變化趨勢，俾能誘導出一測定穩定性的預測模式。

結果得知：各生長時間下除了第1週外，共點性均存在，所估計的共點皆落在生產正常範圍內，故採用迴歸係數估值作爲穩定性之選拔準則有效，然其所選出的高產且穩定基因型會因生長時間之不同而改變。由本研究 *Arabidopsis thaliana* 的資料配合結果，顯示共點係數 c_t 與時間 t 之間呈一種指數生長曲線關係，其值在生長初期最大而隨時間經過則變小，此可用以預測同族群其他未受試之基因型及環境，但預測的可靠性僅侷限於該特定時間內。

關鍵詞：基因型與環境交感效應，迴歸分析，共點性，*Arabidopsis thaliana*

直線迴歸模式能有效地估計數量性狀對環境的適應能力。然而，利用交感效應隨環境指標所求得的〝穩定性〞，係一種相對性的概念，隨參試材料與環境因子的種類、數目之不同，其估值也改變，因此，直線迴歸模式實爲一種描述性的穩定性模式，而無法用之於預測工作，同時也造成表型平均值與穩定性係數之間往往存在正相關關係。此穩定性係數與表型平均值之間存在的正相關關係，在許多其他不同試驗材料之研究中均有發現，Wright(1971，1976)描述此種相關的情況，係在 Finlay and Wilkinson 分析類型下所有迴歸線通過一共點（concurrent point），即 Mandel（1961，1969）及 Eagles *et al.*（1977）所指出的這些迴歸線具有收斂性（convergence）。換言之，基因型與環境（G×E）交感效應不僅可對環境指標（E）作迴歸（e.g. Finlay and Wilkinson 1963；Eberhart and Russell 1966；Perkins and Jinks 1968；etc.），且與基因型效應（G）間呈直線關係（e.g. Wricke 1971；Wright 1971；Utz 1972；Moav and Wohlfarth 1974；etc.），亦即同時作交感成分隨環境指標及基因型效應之迴歸分析。如此，可擴充穩定性迴歸模式爲一〝共點模式〞（Wright 1971；呂 1989）。而可利用由逢機樣本所估得的共點介量，來預測同一族群中其它未受試之基因型及環境的穩定性表現。然而，植物之環境穩定性常因生長發育之不同而有變化（Lu and Wu, 1987），故以

1. 臺灣省農業試驗所研究報告第1579號。本研究承蒙國家科學委員會補助經費(NSC78-0409-B055-18)，特此致謝。
2. 臺灣省農業試驗所農藝系副研究員。

Finlay-Wilkinson 之簡單迴歸模式爲基礎所建立的共點模式，所估得之共點介量可能也會隨生長發育之不同而異。在共點現象存在的情形下，各生長時期之共點介量與生長時間之關係如能獲得，或許可以生長初期的穩定性評估結果，來預測生長後期（如收穫時期）的穩定性，將更有利於農業上之早期選拔與產量預測。因此本研究利用 *Arabidopsis thaliana* 之24個自交系在12種相異環境下不同生長時期（每週測定一次）所測得之鮮重資料爲材料，配合所擬定的理論模式，以說明分析方法，並進而探明其共點性在生長下之變化情形。

理論模式及統計方法

設 n 個基因型在 p 個相異環境下於某一生長時期 t 重覆 q 次的性狀測定值爲 $Y_{ijk(t)}$（$t=1\cdots m$，$i=1\cdots n$，$j=1\cdots p$，$k=1\cdots q$），其在生長時間 t 時之數學模式可擬定如下式：

$$Y_{ijk(t)}=\mu_{(t)}+G_{i(t)}+E_{j(t)}+I_{ij(t)}+e_{ijk(t)} \quad (1)$$

式中 $\mu_{(t)}$，$G_{i(t)}$，$E_{j(t)}$ 及 $I_{ij(t)}$ 分別爲在某生長時間 t 之總平均值，基因型 i 之遺傳效應，環境 j 之環境效應及基因型與環境之交感效應；$e_{ijk(t)}$ 爲試驗機差而符合均值爲0，變方爲σ^2之獨立逢機常態分布。

若迴歸線之共點現象存在，則基因型與環境交感效應（I）不僅可對環境指標（E）作迴歸，且與基因型效應（G）間呈直線關係，亦即同時作交感成分隨環境指標及基因型效應之迴歸分析，故其共點模式可寫成

$$Y_{ijk(t)}=\mu_{(t)}+G_{i(t)}+E_{j(t)}+c_tG_{i(t)}E_{j(t)}+b'_{i(t)}E_{j(t)}+a'_{j(t)}G_{i(t)}+\gamma_{ij(t)}+e_{ijk(t)} \quad (2)$$

式中 c_t 爲 $I_{ij(t)}$ 同時對 $G_{i(t)}$ 及 $E_{j(t)}$ 作迴歸所估得之迴歸係數，即爲共點係數（coefficient of concurrence），用以解釋一主要共點；$b'_{i(t)}$ 及 $a'_{j(t)}$ 爲部份係數（partial coefficient），用來測定主要共點之外其餘迴歸線產生另一些相異的共點（部份共點）所佔的比例；$\gamma_{ij(t)}$爲迴歸剩餘機差。共點模式中各介量之估計，變方分析表及其顯著性測驗法，請參考前報（呂 1989）之詳細說明。

於是，就不同生長時間而言，各可估得一個共點係數，設爲 c_1，c_2，…，c_t，…，c_m。若參試基因型與環境均爲某族群之逢機樣本時，則共點係數 c_t 可代表在時間 t 時該兩族群的共同特徵，故可利用這個由逢機樣本所估得的值來預測同一族群內其他未受試之基因型及環境的表現。這樣的預測，其可信度（degree of reliability）可由廣義遺傳率（broad sense heritability）估計之（Breese 1969）。

由於環境穩定性會隨著植物之生長發育而異，故此處之共點係數亦可能因生長時間之不同而有變化。倘若，能從數學上以一簡單的函數式描述出該共點係數與時間的關係，將有利於探討 c 值之預測效果在植物生長過程中的變化趨勢，俾使預測達到最高的效率。這樣的函數式如能順利獲得，則可綜合（combined）不同時間下所擬立的共點模式，本研究特稱之爲〝綜合共點模式〞（combined concurrent model），以有別於僅考慮某一特定時間下的一般共點模式（concurrent model）。

試驗材料

擬利用生長期較短，人工易管理的實驗植物 *Arabidopsis thaliana* 的24品系爲材料，分12種不同的生長環境（營養液、溫度及日照等因素），每隔一星期測定一次至開花爲止的鮮重資料，配合上述理論模式，探討這些模式之適用性及可靠性。

結　果

將 *Arabidopsis thaliana* 在不同生長時間測得的鮮重性狀，配之以一般共點模式，所得變方分析結果於表1，除第1週外，各生長時間均存有共點現象，而殘差項雖皆呈極顯著，但經迴歸分析結果直線關係並不存在，即未發現明顯的次要共點，故第2週至第7週所建立的共點模式，在預測之應用上

具有相當價值。其估得之共點係數 c_t 及共點 ($E_{J(t)}$，$\bar{Y}_{IJ.(t)}$) 可見表2。顯然，在每一生長時間下其共點均落在生產正常的環境範圍內，此就平均收量而言，高產品系在高於該環境水準（有利環境）下的收量最高，處於該特定環境時則與其他品系間差異最小，如低於該環境水準（不利環境）則收量反較其他品系爲差，但因迴歸係數與表型平均值間呈正相關，故其穩定性亦相對由低至高而變化。因此，在不同生長環境下是可以選出一些高產且穩定的基因型，按 Eagles *et al.* (1977) 之說法，採用迴歸係數估值作爲穩定性之選拔準則有效；但由於環境穩定性會因植物之生長發育不同而改變，故不同生長時間所選出的結果也可能並不相同。

表 1. *Arabidopsis thaliana* 24個自交系在12種相異環境下生長之鮮重資料於7個不同生長時間配合共點模式之結果

Table 1. ANOVA of concurrent model for 24 inbred lines of *Arabidopsis thaliana* under 12 different environments in 7 growth stages

Source	D. F.	M. S. 1	2	3	4	5	6	7 (Week)
Environment (E)	11	1.15**	127.08**	1727.5**	6774.4**	25522**	29427**	33832**
Genotype (G)	23	1.06**	54.93**	1061.7**	4268.8**	13650**	21084**	25946**
G×E	253	.21**	10.01**	161.7**	865.3**	2934**	3065**	4480**
Concurrence	1	.10	40.47**	1223.8**	5415.1**	39772**	20016**	21989**
Residual	252	.21**	4.85**	157.4**	847.3**	2788**	2998**	4410**
Residual regr. onto:								
E	22	.06	1.29	5.6	102.4	1042	590	881
G	10	.05	2.88	37.5	196.6	703	527	112
Residual	220	.23**	5.30**	178.1**	951.3**	3057**	3351**	4958**
Error	1152	.05	3.24	49.1	163.5	580	880	1315

**,* : significant at 1% and 5%，respectively.

表 2. 各種變方成份、廣義遺傳率、共點係數及共點之估計值

Table 2. Estimates of variance component, heritability, coefficient of concurrence (c) and concurrent point ($-1/c$, $\mu-1/c$)

Item	2	3	4	5	6	7 (Week)
σ_G^2	0.75	15.00	56.72	178.60	300.32	357.77
σ_E^2	0.98	26.10	49.24	188.24	219.68	244.60
σ_I^2	1.35	22.52	140.37	470.77	437.11	632.85
σ_P^2	3.08	63.62	246.33	837.60	957.11	1235.15
σ_G^2/σ_P^2	24.32%	23.58%	23.03%	21.32%	31.38%	28.97%
$(\sigma_G^2+\sigma_E^2)/\sigma_P^2$	56.01%	76.42%	43.02%	43.80%	54.33%	48.77%
σ_C^2	0.02	0.74	3.17	25.68	11.82	12.21
$(\sigma_G^2+\sigma_E^2+\sigma_C^2)/\sigma_P^2$	56.81%	77.58%	44.31%	46.87%	55.56%	49.76%
σ_γ^2	0.41	0.73	157.57	497.41	494.27	728.62
σ^2	3.24	49.08	163.49	580.01	879.84	1315.33
c	0.4062** ±0.0725	0.1378** ±0.0093	0.0730** ±0.0100	0.0570** ±0.0092	0.0303** ±0.0052	0.0267** ±0.0054
$-1/c$	−2.4618	−7.2569	−13.6986	−17.5439	−33.0033	−37.4532
$\mu-1/c$	0.8342	2.3980	5.4732	15.9652	10.5395	10.2805

**,* : significant at 1% and 5%，respectively.

依變方分析表中各變因之均方所估計之各種變方成分，可用以估算共點係數作預測之可信度，見表2。比較不考慮環境反應、考慮環境反應及利用共點特性進行預測時遺傳率的變化情形。結果知：不考慮環境變異而僅從基因型之反應推測時，預測的可信度σ_G^2/σ_P^2甚低，約在30%左右；如能將環境變異考慮在內，則預測可信度（$\sigma_G^2+\sigma_E^2$）/σ_P^2可大為提高；如再建立共點模式，利用共點特性以預測同族群內未受試基因型與環境之反應，預測可信度（$\sigma_G^2+\sigma_E^2+\sigma_C^2$）/$\sigma_P^2$可再稍為增加，其雖增加不多，但就育種工作而言，對預測上的可信賴程度能獲致些微的提高，誠已屬相當不容易之事。再者，若參試材料確為逢機樣本時，採用共點模式來進行預測，其預測可信度可望增加更多。

其共點係數 c 隨著植物之生長發育不同而異，在生長初期時值最大，愈到後期則值愈小（表2）。共點係數（c_t）與時間（t）間的關係，近似一種指數生長曲線（exponential growth function），如圖1所示。一般對非直線關係之配合，必須將其直線化轉換（linearized transformation）成為直線後再利用線性迴歸分析法來處理。結果發現，若不考慮第1週（共點不存在），而將 c_t（t=2…7）值經指數轉換後，ln c 與時間 t（以日數為單位）之直線迴歸關係極顯著存在，即

$$\ln \hat{c}_t = -0.2148 - 0.0751t$$

其相關係數 r=−0.9657**，且複迴歸決定係數（coefficient of multiple regression determination，R^2）為0.9326，表示 c_t 與 t 間的關係可以擬定為

$$\hat{c}_t = 0.8067e^{-0.0751t}$$

之指數生長模式。若採用不等距的時間單位，譬如探討共點係數 c_t 與時間效應 T_t 間的關係，則適當的模式為

$$\hat{c}_t = 0.0917e^{-0.0532T_t}$$

其相關係數 r=−0.9524**，複迴歸決定係數（R^2）為0.9070（圖2）。綜言之，共點係數在不同生長下的變化，可用 $c_t=ae^{kt}$ 或 $c_t=be^{\lambda T_t}$ 之指數函數式表達之；因 c_t 恆為正值（迴歸係數與基因型效應間常存在正相關），故常數項 a，b 亦恆為正值，式中 k，λ 等負值之絕對值愈大，示共點係數 c_t 受生長時間之影響愈大。

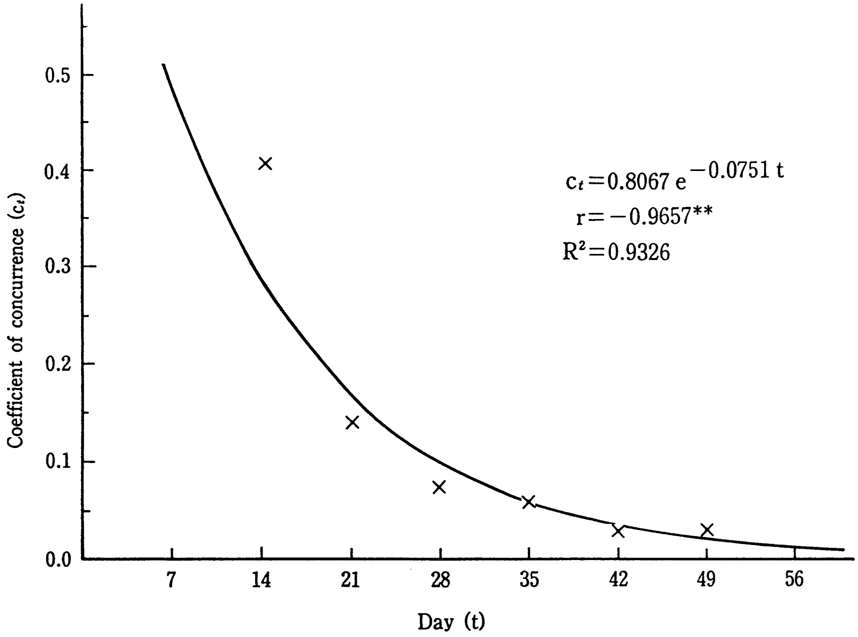

圖1. 共點係數（c_t）與時間（t）的關係。
fig. 1. The relationship between coefficient of concurrence（c_t）and Day（t）

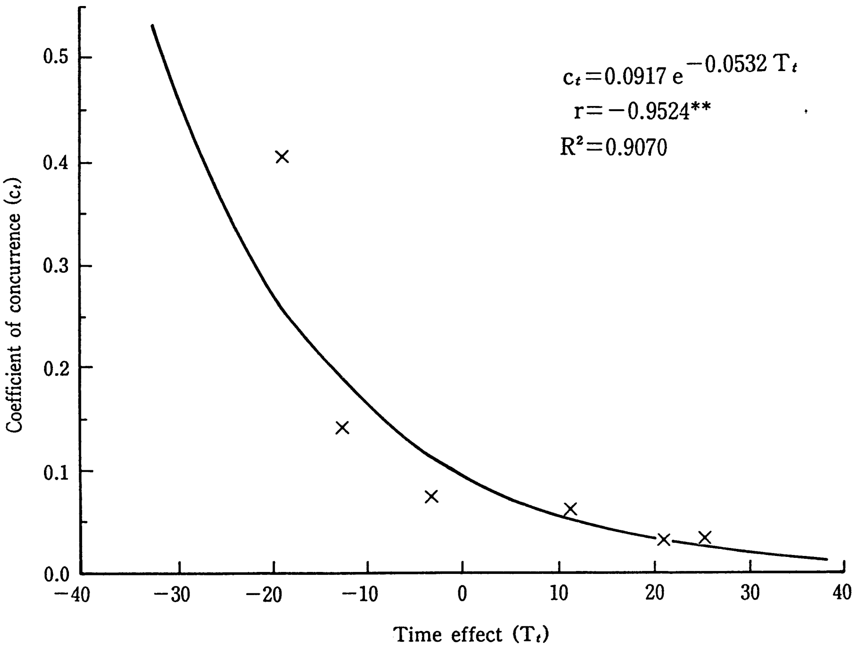

圖 2. 共點係數 (c_t) 與不等距時間效應 (T_t) 的關係。
fig. 2. The relationship between coefficient of concurrence (c_t) and unqueal time interval effect (T_t).

討　論

預測 (forecasting)，可分爲兩類。第一類是利用族群之某逢機樣本估計的所有訊息與判斷，來預測同族群內其他樣本個體的表現。第二類則以過去需求的統計分析結果，利用其與時間因素之間的特定關係，來預測未來每個時間段落的估計值。本研究綜合共點模式所估計的共點係數 c_t ($t=2\cdots m$) 因生長時間之不同，呈指數曲線關係，其值在生長初期最大而隨時間經過則變小，此雖仍可進行第一類之預測同族群其他未受試之基因型及環境，但預測的可靠性僅侷限於該特定時間內，故利用價值有限，不過如能將這種反應趨勢應用於第二類預測型態上，則更有利於農業上之早期選拔與產量預測。理論上倘能利用所發現的 c_t 與時間 t 間的指數生長曲線關係，配合時間序列 (time series) 中趨勢模式 (trend model) 的觀念 (Anderson 1976；Box and Jinks 1976)，或許可以達到這種預測的效果：一旦由過去的資料 c_1、c_2、…、c_T，決定了模式 $c_t=ae^{kt}$，並估得係數值 $\hat{a}_T$ 與 $\hat{k}_T$ 後，便可開始使用這些結果來預測未來時間 t ($t=T+\tau$，$\tau=1，2，3\cdots$) 的共點係數值 $c_T(\tau)$，其預測值如下：

$$\hat{c}_T(\tau)=\hat{c}_{T+\tau}=\hat{a}_T e^{\hat{k}_T(T+\tau)}$$
$$=\hat{a}_T e^{\hat{k}_T T}\cdot e^{\hat{k}_T\tau}$$
$$=c_T\cdot e^{\hat{k}_T\tau} \qquad (3)$$

由於預測值投伸到更遠的未來時，其預測的可靠性愈降低。因此，係數 a、k 的估計值必須使用較近的記錄才可獲得最正確的預測值。解決此問題的方法，一般是隨時間經過當有新的需求記錄可用，則可找出 $\hat{a}_{T+1}$ 與 $\hat{k}_{T+1}$ 估計值，如此再產生新的預測值 (Abraham and Ledolter 1983)，由於植物之生長常呈一定的反應趨勢，故當 $|\hat{a}_{T+1}-\hat{a}_T|\to 0$ 且 $|\hat{k}_{T+1}-\hat{k}_T|\to 0$ 時，可保證該估值已逼近於眞值，不再有明顯的變動，因此對於其後任何時間段落時的共點係數時可以 (3) 式估計之。但是 $\hat{a}_{T+1}\to\hat{a}_T$ 及

$\hat{k}_{T+1} \rightarrow \hat{k}_{T}$ 的情況可能在植物整個生長過程中都不曾發生，或者已近於植物生長末期，此時則對過去時間內估得的所有訊息與判斷，全然浪費，且進行預測也毫無意義了。因此，以農業的觀點言之，最好是在植物生長初期就能夠正確地預測到其最後的產量表現，即考慮以最少的試驗時間（T值最小）來預測最後結果而其準確度可達最高。然而不同種類的植物其生長發育所需的時間不盡相同，是以用來做爲預測的最少試驗時間 T 會有差異；如何建立該兩者間適當的關係，給予數量化的描述，須以反覆的模擬試驗（simulation, Law and Kelton 1982；D'Agostino and Stephens 1986），並與植物實際生長結果作一比較，始能發展出在實際應用上具有價值的預測模式，目前此部份研究仍再進行中，期能獲致一明確之結果。

參考文獻

1. 呂秀英。1989。基因型與環境交感效應之迴歸分析的擴充一共點模式。中華農業研究 38：335—345。
2. Abraham, B., and J. Ledolter. 1983. Statistical Methods for Forecasting. John Wiley & Sons, New York.
3. Anderson, O.D. 1976. Time Series Analysis and Forecasting. London.
4. Box, G.E.P., and G.M. Jinks. 1976. Time Series Analysis-Forecasting and Control. Holden-Day, London.
5. Breese, E.L. 1969 .The Measurement and significance of genotype-environment interaction in grasses. Heredity 24：27—44.
6. D'Agostino, R.B., and M.A. Stephens. 1986. Goodness-of-fit techniques. Marcel Dekker, Inc., New York and Basel.
7. Eagles, H.A, P.N. Hinz, and K.J. Frey. 1977. Selection of superior cultivars of oats by using regression coefficients. Crop Sci. 17：101—105.
8. Eberhert, S.A., and W.A. Russell. 1966. Stability Parameters for comparing varieties. Crop Sci. 6：36—40.
9. Finlay, K.W., and G.N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. Aust. J. Agric. Res. 14：742-754・
10. Law, A.M., and W.D. Kelton. 1982. Simulation Modeling and Analysis. McGraw-Hill, New York.
11. Lu, H. Y., and H.P. Wu. 1987. Studies on the dynamic model of plant adaptation of quantative characters. I. Estimation of space-time parameters. Bot. Bull. Academia Sinica 28：219-235.
12. Moav, R., and G. Wohlfarth. 1974. Magnification through competition of genetic differences in Carp. Heredity 33：181-202.
13. Perkins, J.M., and J.L. Jinks. 1968. Environmental and genotype-environmental components of variability. IV. Non-linear interactions for multiple inbred lines. Heredity 23：525—535.
14. Utz, H.F. 1972. Die Zerlegung der Genotyp x Umwelt-lnterationen. EDV in Medezin und Biologie 3：52—59.
15. Wricke, G. 1971. Eine orthogonale Aufterlung der Interaktion fur ein eingeschranktes Modell. In Rdsehr. Arb-Gem. Biom. DLG1・
16. Wright, A.J. 1976. The analysis and prediction of some two factor interactions in grass breeding. J. Agric. Sci. 76：301—306.
17. Wright, A.J. 1976. The significance for breeding of linear regression analysis of genotype-environment interaction. Heredity 37：83-93.

Dynamic Studies on Concurrence with Growth Time in Linear Regression Analysis of Genotype-Environment Interactions[1]

Hsiu Ying Lu[2]

Summary

Linear regression model is useful to evaluate the adaptation of a quantitative character to the change of environments. However, the stability in the regression model is a relative measure depending on the genotypes and environments included in the test. Therefore, the regression model for G×E interaction is a descriptive model based on the data being analysed, but not a predictive model. This results in positive correlations between the phenotypic mean and regression coefficient. The correlations to occur is that all regression lines for all genotypes pass throught a common point, that is the regression should be concurrent. The concurrent point can be used to predict the performance of untried genotype when grown in a hypothetical environment, if both genotype and environment are considered as random samples from larger populations. Moreover, the stability of a quantitative character of a plant often varies with time at different stage of growth and development. This results in the diversity of concurrence for different periods. Thus, this project is to study the tendency of concurrence with growth time, and establish a forecasting model in plant stability by inducing the close relationship between concurrence and growth time into the linear model. The experiments will be conduced to test reliability and applicability of the above-mentioned empirical model by using *Arabidopsis thaliana* plants as materials.

The results show that the concurrence occurred at various plant growth stages except the first week. With a close relationship between concurrent parameter and growth time, a combined concureent model was then introduced. It appeared to be an exponential curve based on the data of *Arabidopsis thaliana,* thus it can be used to predict the performance of an untried genotype when grown in a hypothetical environment at different growth time, if both genotype and environment are considered as random samples from larger populations.

Key words : Genotype-environment interaction, Regression analysis, Concurrence, *Arabidopsis thaliana*

---

1. Contribution No. 1579 from Taiwan Agricultural Research Institute. This work was supported partly by the National Science Council, Grant No. 78-0409-B055-18.
2. Statistician, Department of Agronomy, TARI. Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 43101, R.O.C.